

Sveučilište J. J. Strossmayera u Osijeku

Odjel za biologiju

Preddiplomski studij biologije

Tea Pandurović

Bioluminiscencija dubokomorskih organizama

Završni rad

Mentor: prof. dr. sc. Jasna Vidaković

Osijek, 2017. godina

TEMELJNA DOKUMENTACIJSKA KARTICA

Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku

Odjel za biologiju

Završni rad

Preddiplomski studij biologije

Znanstveno područje: Prirodne znanosti

Znanstveno polje: Biologija

Bioluminiscencija dubokomorskih organizama

Tea Pandurović

Rad je izrađen: Odjel za biologiju, Zavod za ekologiju voda

Mentor: prof. dr. sc. Jasna Vidaković

Sažetak: Bioluminiscencija je sposobnost emisije svjetlosti od strane organizama, najčešće dubokomorskih, zahvaljujući kemijskoj reakciji oksidacije molekule koja emitira svjetlost – luciferina. Zbog specifičnih uvjeta zone mezopelagijala organizmi su razvili prilagodbe koje im olakšavaju opstanak, ujedno i brojne prilagodbe obzirom na bioluminiscenciju. Bioluminiscencija za dubokomorske organizme ima brojne funkcije, za neke i više od jedne u isto vrijeme. Još uvijek se ne zna točno što je potaklo evoluciju, odnosno prvu prilagodbu u organizama, ali pretpostavka je da se, kako su se organizmi pomicali u dubinu, smanjivao stres na organizme i pritisak se prebacuje na kemijska i luminiscentna svojstva luciferina.

Broj stranica: 20

Broj slika: 9

Broj literaturnih navoda: 62

Jezik izvornika: Hrvatski

Ključne riječi: Bioluminiscencija, zona mezopelagijala, luciferin, luciferaza, fotoprotein

Rad je pohranjen u: knjižnici Odjela za biologiju Sveučilišta Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku i u Nacionalnoj sveučilišnoj knjižnici u Zagrebu, u elektroničkom obliku, te je objavljen na web stranici Odjela za biologiju

BASIC DOCUMENTATION CARD

Josip Juraj Strossmayer University of Osijek

Department of Biology

Bachelor's thesis

Undergraduate university study programme in Biology

Scientific Area: Natural Sciences

Scientific Field: Biology

Bioluminescence in deep-sea organisms

Tea Pandurović

Thesis performed at: Department of Biology, Sub Department of Water Ecology

Supervisor: Jasna Vidaković, PhD, Professor

Abstract: Bioluminescence is the ability of emitting light by organisms, most of them in deep - sea, thanks to the chemical reaction of oxidation of the light-emitting molecule - luciferin. Due to the specific conditions of the mesopelagic zone, organisms have developed adaptations that facilitate their survival, as well as numerous adaptations with regard to bioluminescence. Bioluminescence for deep-sea organisms has many functions, for some more than one at a time. It is still unknown exactly what evoked evolution, that is, the first adaptation in organisms, but it is assumed that as the organisms move to the depth, it reduces stress on the organisms and the pressure is shifted to the chemical and luminescent features of luciferin.

Number of pages: 20

Number of figures: 9

Number of references: 62

Original in: Croatian

Key words: Bioluminescence, mesopelagic zone, luciferin, luciferase, photoprotein

Thesis deposited in:

the Library of the Department of Biology, Josip Juraj Strossmayer University of Osijek and in the National and University Library in Zagreb in electronic form.

It is also available on the website of the Department of Biology, Josip Juraj Strossmayer University of Osijek.

Sadržaj:

1. Uvod	1
2. Osnovni dio	4
2.1. Uvjeti mezopelagijala.....	4
2.2. Funkcije bioluminiscencije	4
2.2.1. Obrana („defense“).....	5
2.2.2. „Protuprovalni alarm“ („burglar alarm“)	5
2.2.3. Aposematička obojenost („aposematism“)	6
2.2.4. Napad: Privlačenje plijena („offense: prey attraction“)	6
2.2.5. Osvjetljenje („illumination“).....	6
2.2.6. Odbijanje osvjetljenja/zasjenjenje („counterillumination/countershading“).....	7
2.2.7. Unutarvrсна komunikacija („intraspecific communication“).....	7
2.2.8. Funkcija bioluminiscencije u bakterija	10
2.3. Kemijski i molekularni aspekt bioluminiscencije	10
2.3.1. Bakterijska bioluminiscencija	11
2.3.2. Dinoflagellata	11
2.3.3. Ostracoda.....	12
2.3.4. „Coelenterazin“	13
2.3.5. Drugi i novi luciferini.....	14
3. Zaključak	15
3.1. Evolucijski značaj bioluminiscencije	15

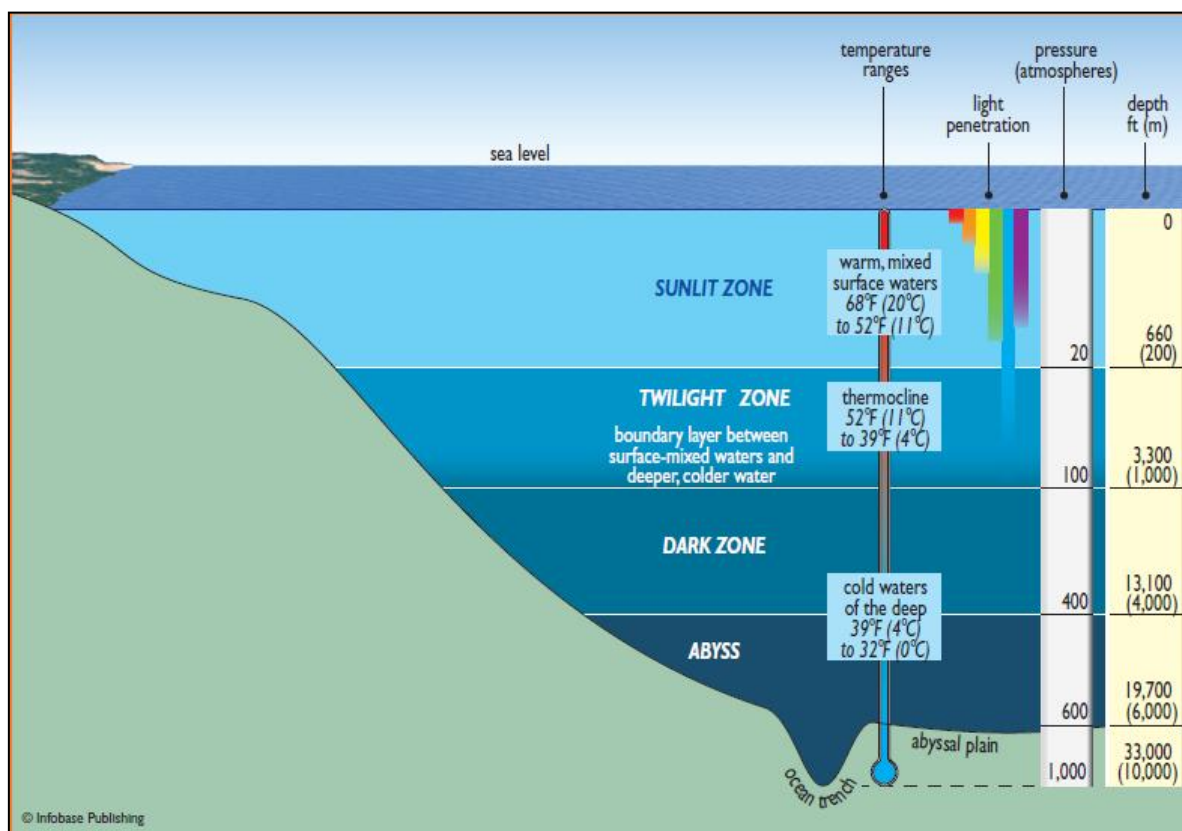
1. Uvod

Bioluminiscencija je sposobnost emisije vidljive svjetlosti od strane organizama, a kao rezultat kemijske reakcije. Najčešće se radi o reakciji oksidacije molekule luciferina, molekule koja emitira svjetlost. Na brzinu ove kemijske reakcije utječu enzimi luciferaza ili fotoprotein (varijanta luciferaze kod koje su faktori za emisiju svjetlosti povezani u jedinicu) (Haddock i sur., 2010). Pojavljuje se kod pripadnika brojnih carstava, koljena, razreda – od bakterija, Dinoflagellata, Radiolaria, Ctenophora, Mollusca, Cnidaria, Annelida, Crustacea, Echinodermata, Chaetognatha, Tunicata sve do riba (slika 2.). Svi se ti organizmi mogu podijeliti u različite skupine s obzirom na oblik života u moru. Vode otvorenog oceana dijele se na bentos (cjelokupno morsko dno) i na pelagijal (cjelokupno područje otvorenih voda). U pelagijalu se mogu naći planktonski (imaju ograničene mogućnosti kretanja i ovise o gibanju vode) i nektonski organizmi (aktivno plivajući organizmi otvorenih voda) (Nybakken, 1997). Bentoski organizmi su, primjerice, pripadnici razreda Hydrozoa ((c) i (g) – slika 2.). Planktonskim organizmima pripadaju bakterije, potkoljeno Radiolaria, red Siphonophora, neki pripadnici razreda Polychaeta (*Tomopteris* sp.), ličinke brojnih organizama (primjer - *Ptychodera flava*), koljeno Chaetognatha, koljeno Ctenophora, kril (primjer - *Thysanoessa* sp.), podrazred Copepoda, podrazred Ostracoda ((a), (b), (d), (e), (f), (i), (j), (l), (m), (o) i (q) – slika 2.). U nektonske organizme možemo svrstati lignje (primjer *Vampyroteuthis infernalis*, *Abraliopsis* sp.), neke ribe (primjer - *Chaenophryne longiceps*, *Tactostoma* sp.) ((h), (k), (n), (p), (s) i (t) – slika 2.). Može se reći, ipak, da je sposobnost bioluminiscencije najzastupljenija među organizmima prisutnim u zoni mezopelagijala. Ova se zona proteže od 200 do 1000 (1200) m dubine i to je područje unutar mora ili oceana gdje sunčeva svjetlost ne prodire dovoljno da bude dostatna za obavljanje nekih funkcija (fotosinteza) (slika 1.). Jedina svjetlost koja se ne apsorbira u potpunosti u eufotičkoj zoni, nego dopire i do mezopelagijala, je plava svjetlost (450 – 500 nm) (Miller, 2004). Zahvaljujući tome, većina svjetlosti emitirane bioluminiscencijom je plava ili plavo – zelena. Osim vječne tame, na dubinama ispod 1 000 m vladaju niske temperature, visoki salinitet (slanost) i izrazito visoki tlak. Za svakih 10 m dubine tlak raste za jednu atmosferu (1 atm) tako da na najvećim dubinama vlada tlak između 20 i 1 000 atmosfera. Temperature vode su uglavnom stabilne i kreću se između 2 i 6 °C, osim uz hidrotermalne izvore iz kojih izvire voda temperature i do 400 °C. Salinitet uglavnom iznosi oko 35 psu (practical salinity unit). Unatoč takvim uvjetima, u zoni mezopelagijala velika je raznolikost organizama, a koji uvelike ovise o organskoj tvari koja

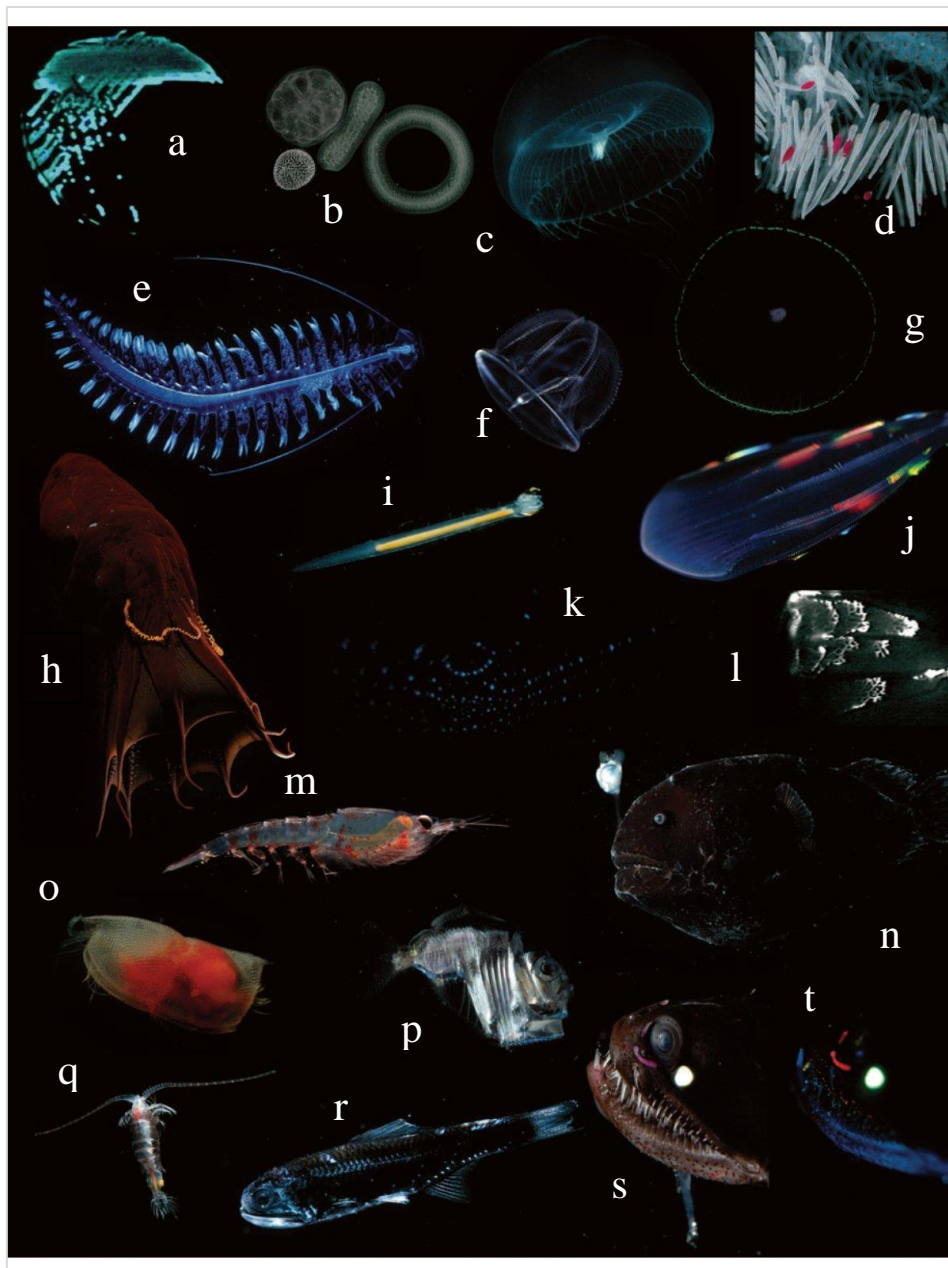
dolazi iz eufotičke zone (web 1). Osim toga, organizmi mezopelagijala su, zbog ranije spomenutih specifičnih uvjeta koji vladaju u ovoj zoni, razvili posebne prilagodbe o kojima će biti riječ kasnije u radu.

Bioluminiscencija se uočava kod organizama potaknutih na svjetljenje putem nekog fizičkog poremećaja, a pod kontrolom je kemijskih i neuroloških mehanizama. Ima brojne funkcije za ranije spomenute organizme, a za neke i više od jedne u isto vrijeme. Neki od njih bioluminiscenciju koriste za obranu, za napad ili privlačenje plijena, osvjetljenje, unutarvrstu komunikaciju itd. (Haddock i sur., 2010).

Iako znanstvenicima još nisu poznate neke okolnosti u kojima se bioluminiscencija odvija, jer je vrlo teško izvaditi organizam živ na površinu da bi ga se proučavalo, ovaj će se rad bazirati na dosadašnjim i novijim saznanjima o ovoj pojavi i njezinim funkcijama.



Slika 1. Dubinske zone oceana bazirane na biološkim zajednicama koje su se prilagodile različitim fizičkim i kemijskim uvjetima u svakoj zoni (Day, 1999., 2008)



Slika 2. Dubokomorski bioluminiscentni organizmi. (a) bioluminiscentne bakterije; (b) plitki kolonijalni Radiolaria; (c) hidromeduza *Aequorea victoria*; (d) lovke crvenih vrhova i bijele žarne stanice vrste *Erenna* sp.; (e) vrsta *Tomopteris* sp., pripadnik razreda Polychaeta, emitira žutu svjetlost; (f) planktonska ličinka vrste *Ptychodera flava*; (g) marginalni fotofori vrste *Aequorea coerulescens*; (h) vampirska lignja *Vampyroteuthis infernalis* i njezini svjetlosni organi na vrhu krakova; (i) vrsta *Caecosagitta macrocephala*; (j) vrsta *Beroe forskalii*; (k) bioluminiscencija iz svjetlosnih organa lignje *Abraliopsis* sp.; (l) uvećani prikaz češljastih redova vrste *Beroe forskalii*; (m) kril *Thysanoessa* sp.; (n) vrsta ribe udičarke, *Chaenophryne longiceps*; (o) vrsta *Conchoecia* sp.; (p) riba sjekirica s prikazom ventralnih fotofora; (q) vrsta *Gaussia princeps*; (r) vrsta ribe „lampe“ sa vrsno specifičnim uzorkom fotofora; (s) *Tactostoma* sp., prikaz crvenih i zelenih fotofora pod bijelim svjetlom (t) *Tactostoma* sp., prikaz crvenih i zelenih fotofora pod fluorescentnim osvjetljenjem (Haddock i sur., 2010)

2. Osnovni dio

2.1. Uvjeti mezopelagijala

Zbog posebnih uvjeta koji vladaju u mezopelagijalu (visoki tlak, nedostatak svjetlosti, ograničeni izvori hrane, niske temperature, visoki salinitet), organizmi koji tu žive razvili su posebne prilagodbe. Želatinozna tkiva razvili su radi visokog tlaka, uglavnom malo i spljošteno tijelo kako bi smanjili otpor pri kretanju i da bi uštedili energiju. Slabo razvijeni mišići i potporni sustav jer im je kretanje ograničeno radi nedostatka svjetlosti, a i kako bi uštedili energiju jer imaju ograničene izvore hrane. Čeljusti u dubokomorskih riba su u većini slučajeva izbočene s puno oštih zuba što im omogućava uhvatiti ne samo sitniji, nego i plijen koji je ponekad puno veći od njih samih. Neke vrste su potpuno slijepe, a neke imaju oči okrenute prema gore, kako bi na vrijeme uočile plijen ili potencijalnog predatora. Neki organizmi imaju posebne organe u kojima uzgajaju bakterije koje im pomažu u proizvodnji i emisiji svjetlosti bioluminiscencijom, a neke to čine i bez pomoći bakterija (web 1). Većina životinja je crne ili crvene boje, a to im omogućava da budu nevidljivi u područjima gdje prodire plava svjetlost (Miller, 2004). Kao što je spomenuto u uvodu, većina svjetlosti emitirane bioluminiscencijom je plavo-zelena (400 – 550 nm). Čini se, ipak, da je unutar tog raspona boja, odnosno valna duljina emitirane svjetlosti prilagođena okolišu u kojem se vrsta nalazi. Svjetlost organizama koji žive na velikim dubinama ima značajno kraće valne duljine nego svjetlost onih koji žive u plićem području i kod vrsta koljena Ctenophora i kod meduza iako su znanstvenici izmjerili karakteristično duže valne duljine u Ctenophora nego u meduza (Haddock i Case, 1999).

2.2. Funkcije bioluminiscencije

Kao što je navedeno u uvodu, bioluminiscencija za žive organizme, posebno one dubokomorske, ima brojne funkcije (slika 3.).

2.2.1. Obrana („defense“)

Ako bi bioluminiscentni organizam bljesnuo svjetlošću ispred predatora, uzrokovao bi njegovo oklijevanje, što tome organizmu daje priliku za bijeg. Postoji mogućnost da izluče oblak svjetlećih čestica što otežava predatoru da locira svoj plijen. Za takvo ponašanje postoje brojni primjeri – Copepoda, škampi, Ctenophora, vampirska lignja (*Vampyroteuthis infernalis*). Neki organizmi, primjerice dubokomorska lignja (*Octopoteuthis deletron*), može odstraniti vlastite svjetleće dijelove tijela. Oni nakon odstranjivanja nastavljaju s kretanjem i svijetljenjem kako bi omeli predatora. Kao rijetko i samo slučajno uočena pojava navodi se da organizam može namjerno izgubiti dio tijela pri susretu s predatorom. Takvo tkivo može nastaviti svijetliti i satima nakon, čak i u probavilu predatora. To je jako loše za predatora, može privući pažnju na njega, posebno u uvjetima u kojima je važno ostati neuočljiv. Ovu pojavu neki znanstvenici smatraju selektivnim pritiskom koji je doveo do širokog rasprostranjenja crveno ili crno obojenih probavila kod inače prozirnih životinja, jer ti pigmenti apsorbiraju plavu svjetlost. Spomenutu pojavu, misli se, moguće je naći u gotovo svakom bioluminiscentnom organizmu koji je dovoljno snažan za oporavak nakon gubitka dijela tijela (Haddock i sur., 2010).

2.2.2. „Protuprovalni alarm“ („burglar alarm“)

Ova pojava smatra se indirektnim efektom bioluminiscencije nekog organizma, gdje on predatora učini ranjivim. Glavni predator prati trag emitirane svjetlosti bioluminiscentnog organizma (svog plijena), ali „protuprovalni alarm“ tog organizma započinje svoje djelovanje i privlači pažnju predatora svog predatora. Ovu je pojavu teško pokazati u laboratorijskim uvjetima, ali u ključnom takvom eksperimentu korišteni su Dinoflagellata kao plijen, *Mysida* kao njihov glavni predator, a riba iz roda *Porichthys* (*Porichthys notatus*) kao sekundarni predator (Haddock i sur., 2010).

2.2.3. Aposematička obojenost („aposematism“)

Kao što je u kopnenih organizama jarka obojenost znak toksičnosti ili lošeg okusa, a isto vrijedi i za bioluminiscenciju na kopnu, tako se sličan mehanizam predlaže i za dubokomorske organizme – zmijače, meduze. Znanstvenici nisu još uspjeli tu hipotezu dokazati u laboratorijskim uvjetima (Haddock i sur., 2010).

2.2.4. Napad: Privlačenje plijena („offense: prey attraction“)

Ova funkcija bioluminiscencije najizraženija je kod riba, posebno kod tzv. riba udičarki, koje koriste bakterije za proizvodnju dugog sjaja. Unatoč tome, privlačenje plijena bioluminiscencijom primijećeno je i kod drugih svojti. Lignja *Chroteuthis* ima posebne svjetleće organe koji joj služe kao mamci koji vise na krajevima dugih krakova. Na sličan način svoje svjetleće prijanjaljke koristi hobotnica *Stauroteuthis*.

Životinje ne moraju nužno koristiti vlastitu svjetlost da bi privukli plijen i bili dobri predatori. Neki među njima pokrenu ranije spomenuti „protuprovalni alarm“ i na taj način iskoriste bioluminiscenciju za privlačenje ili otkrivanje plijena. Veliki bucanj (*Mola mola*) i sedmopruga usminjača (*Dermochelys coriacea*) opstaju hraneći se meduzama i smatra se da iskorištavaju bioluminiscenciju u potrazi za plijenom. Također, postoji i hipoteza da kitovi ulješure namjerno potiču bioluminiscenciju u svog plijena, a to je dodatno naglašeno zahvaljujući izbjeljenu na njihovim ustima. Na taj način, lignje, koje se i inače lako privuku svjetlom, budu privučene kitovima. U suprotnom bi kitovi imali problem pronaći plijen u dovoljno velikim količinama. Slično se događa i kod golemouste psine (*Megachasma pelagios*). Ova vrsta inače nije bioluminiscentna, ali ima bijelu vrpcu iznad gornje čeljusti za koju se pretpostavlja da bi mogla reflektirati svjetlost kako bi privukla plankton kojim se hrani (Haddock i sur., 2010).

2.2.5. Osvjetljenje („illumination“)

Još jedna moguća funkcija bioluminiscencije je vidljiva u situaciji kad predator koristi jarku svjetlost da bi omamio ili zbunio plijen. Postoji jako malo eksperimentalnih dokaza za tu hipotezu, ali njoj u prilog govori dokumentirani primjer lignje *Taningia* koja treperi krakovima pri napadu na plijen (Kubodera i sur., 2007 citirano u Haddock i sur., 2010).

Neke vrste, poput ribe *Tactostoma sp.*, koriste bioluminiscenciju kao pomoć u vizualnom pretraživanju (Haddock i sur., 2010).

2.2.6. Odbijanje osvjetljenja/zasjenjenje („counterillumination/countershading“)

U ovom slučaju bioluminiscencija ima za organizam obrambenu funkciju – oblik je kamuflaže gdje su u upotrebi ventralni fotofori kako bi odgovarali, tj. kako bi se prilagodili mutnom svjetlu s površine mora/oceana i tako učinili da potencijalna sjena nestane. Ova je funkcija česta u razredima Crustacea, Cephalopoda i riba (Haddock i sur., 2010).

„Countershading“ je oblik obojenosti tijela u kojem je gornji dio tamnije, a donji, neosvijetljeni dio svjetlije obojen. Tako tijelo postaje gotovo nevidljivo – stopi se s pozadinom. Ranije spomenuti fotofori, orijentirani prema dolje postavljeni s trbušne strane, pomažu da, u većini slučajeva, organizam prođe nezapažen od predatora koji pomno pretražuje ocean u potrazi za hranom (web 2).

Mnogi predatori ipak su pronašli način kako naći čak i onaj plijen koji se dobro kamuflirao. Razvili su oči usmjerene prema gore, ponekad obojane žuto, kako bi uočili siluete. U vrste *Macropinna microstoma* oči se mogu pomjerati prema gore i prema naprijed (Robison i Reisenbichler, 2008 citirano u Haddock i sur., 2010), a vrsta *Dolichopteryx longipes* ima dva vidna polja za svako oko – jedno je usmjereno prema gore s lećom, a drugo gleda po strani pomoću zrcala – u isto vrijeme može loviti i paziti na to što se događa ispod nje (Wagner i sur., 2009 citirano u Haddock i sur., 2010).

2.2.7. Unutarvrсна komunikacija („intraspecific communication“)

Funkcija dobro poznata i primijećena prilikom udvaranja kopnenih krijesnica (Lall i sur., 1980; Buck i Case, 2002; Woods Jr. i sur., 2007 citirano u Haddock i sur., 2010), ali prilično nepoznata kod morskih organizama.

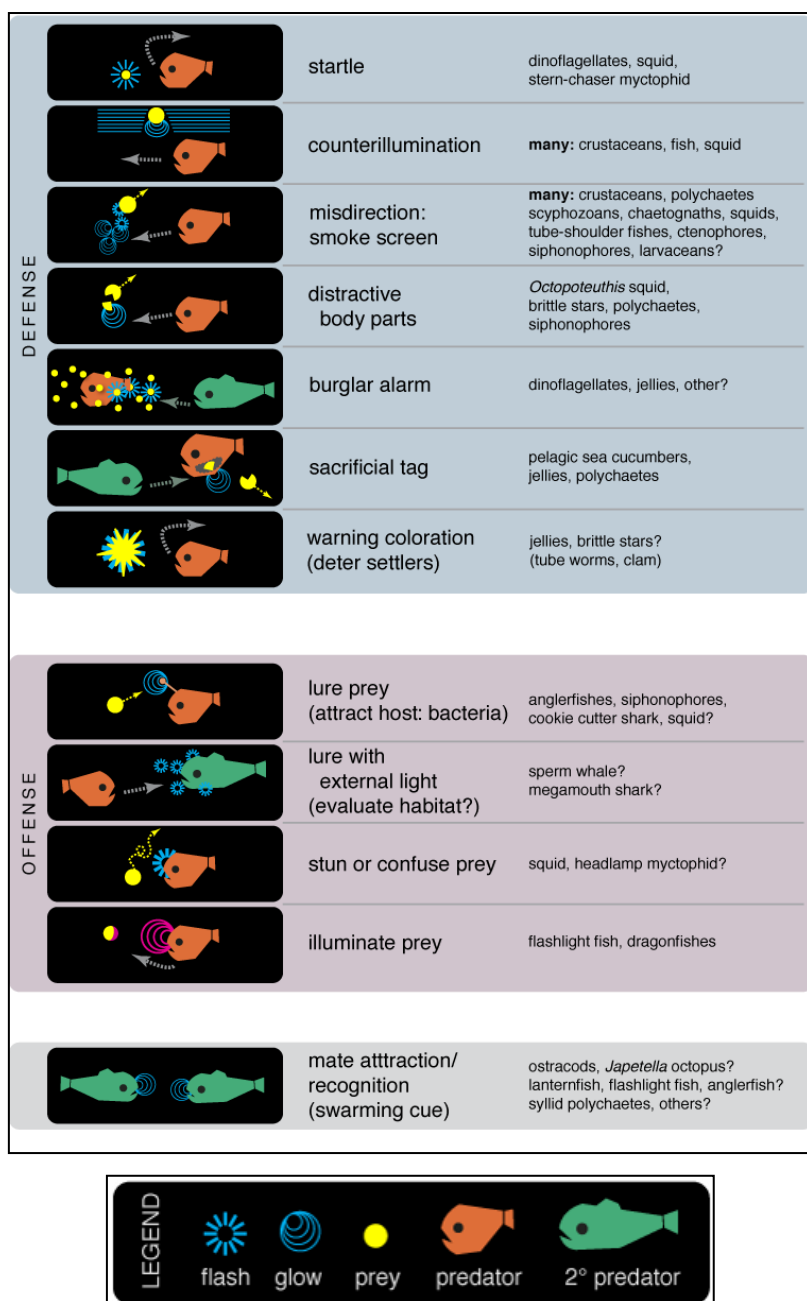
Kako je čitavom zonom mezopelagijala rasprostranjena tama, za organizme je vrlo teško pronaći spolnog partnera – pritom im pomaže bioluminiscencija. Većina vrsta ipak je dvospolna i u nedostatku spolnog partnera dolazi do samooplodnje (web 1).

Najbolje proučen primjer uporabe bioluminiscencije prilikom parenja je onaj karipskih Ostracoda (Morin, 1986.; Morin i Cohen, 2010 citirano u Haddock i sur., 2010). Ostracoda

pokazuju uzorke signaliziranja karakterističnih za vrstu, a prisutni su i mužjaci, koji idu uokolo za glavnim mužjacima, pokušavajući se okoristiti svjetlošću koju oni emitiraju.

Drugi organizmi za koje se misli da koriste bioluminiscenciju za komunikaciju povezanu s reprodukcijom su osmokraki glavonošci *Fapetella* i *Eledonella*, a i ribe kao što je *Leiognathus equulus*, koji stvaraju grupne prikaze (Woodland i sur., 2002 citirano u Haddock i sur., 2010) i razvili su spolni dimorfizam povezan s emisijom svjetlosti (Ikejima i sur., 2004 citirano u Haddock i sur., 2010). Riba „svjetiljka“ – *Photoblepharon* – smatra se koristi velike suborbitalne svjetlosne organe, osim za komunikaciju prilikom parenja, za pronalaženje plijena, zbunjivanje predatora i drugu međuvrsku komunikaciju (Morin i sur., 1975 citirano u Haddock i sur., 2010). Isto tako, mamci kod riba udičarki mogli bi im koristiti ne samo za privlačenje plijena, nego i kao pomoć pri pronalaženju partnera (Herring, 2007 citirano u Haddock i sur., 2010).

Emisija svjetlosti ili osjetljivost na određene duge ili kratke valne duljine ukazuju na uporabu bioluminiscencije za „privatnu“ komunikaciju, a ne samo za ranije opisane odnose predator – plijen (Haddock i sur., 2010).



Slika 3. Shematski dijagram koji pokazuje brojne funkcije bioluminiscencije. Bioluminiscencija se u moru koristi za obranu (plavo), napad (ljubičasto) i unutarvrstu komunikaciju (sivo). Organizmi za koje se misli da imaju koristi od ovih funkcija navedeni su desno. Za neke je životinje poznato da koriste luminiscenciju u dvije ili više različitih uloga. (Haddock i sur., 2010) (Flash = bljesak; glow = sjaj; prey = plijen; predator = predator; 2° predator = predator drugog reda)

2.2.8. Funkcija bioluminiscencije u bakterija

Kad su bakteriju u pitanju, prvotno se mislilo da je sposobnost emisije svjetlosti došla kao nusprodukt reakcije oksidacije koja se odvijala u stanicama (Rees i sur., 1998 citirano u Haddock i sur., 2010). Luminozne morske bakterije potekle su od rodova crijevnih bakterija, a za koje su crijeva riba prikladan životni prostor. Odatle potječe prijedlog da je sjaj bakterija primarno služio kako bi privukao životinje koje će ih onda pohraniti u svom probavilu (Robison i sur., 1977 citirano u Haddock i sur., 2010).

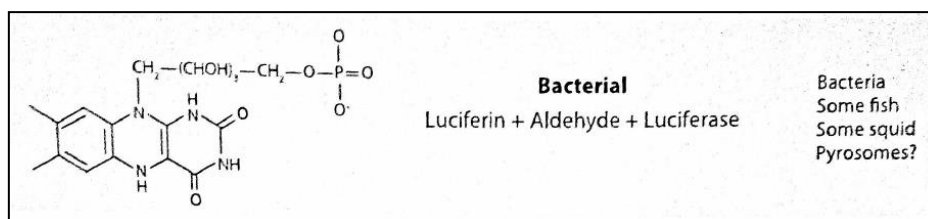
2.3. Kemijski i molekularni aspekt bioluminiscencije

Ono što svaki organizam, da bi proizvodio i emitirao vlastitu svjetlost, mora imati su dvije osnovne komponente. Enzim i molekula koja emitira svjetlost – luciferaza/fotoprotein i luciferin. Dok su luciferini visoko očuvani u koljena, luciferaze i fotoproteini su jedinstveni i potječu od niza evolucijskih linija. Znanstvenicima je izrazito zanimljivo kako jedna kemijski identična molekula luciferina može biti važna komponenta u nepovezanih organizama. Najbolji primjer toga je „coelenterazin“, koji je molekula koja emitira svjetlost u barem devet različitih koljena. Kao uzrok ovoj pojavi se isključuje mogućnost da svi ti organizmi sintetiziraju istu molekulu. U nekim slučajevima se luciferini mogu uzeti prehranom (Tsuiji i sur., 1972.; Frank i sur., 1984.; Harper i Case, 1999.; Haddock i sur., 2001 citirano u Haddock i sur., 2010). Pošto je put sinteze bilo kojeg luciferina kojeg koriste morski organizmi nepoznat, njihovo pravo porijeklo ostaje, također, za sada nepoznato (Haddock i sur., 2010). S druge je strane, fotoprotein, termin koji opisuje bioluminiscentne proteine pronađene u svjetlosnim organima organizama koji svijetle. Za razliku od reakcije luciferin-luciferaza, u kojoj je količina emitiranog svjetla proporcionalna količini luciferina, ne luciferaze, fotoprotein je sposoban emitirati svjetlost proporcionalnu količini dostupnog proteina (Shimomura, 1985 citirano u Shimomura, 2006). Svjetlost se emitira zahvaljujući reakciji unutar molekule proteina, a ona se odvija čak i u odsutnosti kisika (Shimomura, 2006). Fotoproteini su na reakciju potaknuti vezanjem nekog iona ili kofaktora kao što su Ca^{2+} ili Mg^{2+} . Nakon toga slijedi konformacijska promjena u proteinu i to omogućava organizmu preciznu kontrolu emisije svjetlosti (Haddock i sur., 2010). Danas poznati fotoproteini dijele se u četiri skupine – fotoproteini osjetljivi na Ca^{2+} (aequorin, obelin); oni koji se aktiviraju superoksidom (polynoidin, pholasin); oni koji se aktiviraju pomoću H_2O_2 (kod zmijače

Ophiopsila); oni koji se aktiviraju ATP-om (vrsta *Luminodesmus sequoiae*) (Shimomura, 2006).

2.3.1. Bakterijska bioluminiscencija

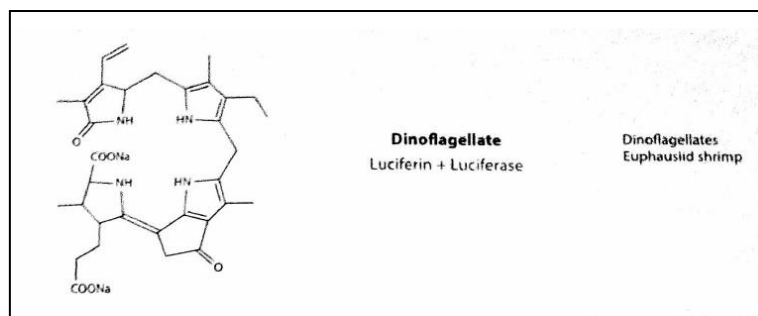
Bakterijska luminiscencija se događa zahvaljujući oksidaciji FMNH₂ (slika 4.) zajedno još i sa dugolančanim aldehidom i luciferazom s dvije podjedinice (Haddock i sur., 2010).



Slika 4. Luciferin bakterija – struktura molekule, mehanizam djelovanja i taksonomske skupine u kojih je prisutan (Haddock i sur., 2010)

2.3.2. Dinoflagellata

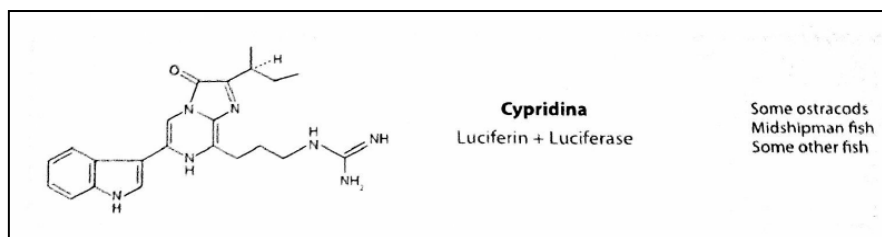
Luciferin Dinoflagellata je tetrapyrrol (slika 5.), vrlo sličan klorofilu – razlika je u metalnim ionima (Dunlap i sur., 1981.; Nakamura i sur., 1989.; Takeuchi i sur., 2005 citirano u Haddock i sur., 2010). Dvije komponente – luciferin i klorofil – možda se isprepliću u dnevno – noćnom ciklusu, odnosno kad stanica prelazi s fotosinteze na luminiscenciju. Luciferin prisutan u Dinoflagellata je po strukturi isti kao onaj u Euphausiida (kril) i to ukazuje na hranidbene sveze (Nakamura i sur., 1989.; Shimomura 1995b citirano u Haddock i sur., 2010).



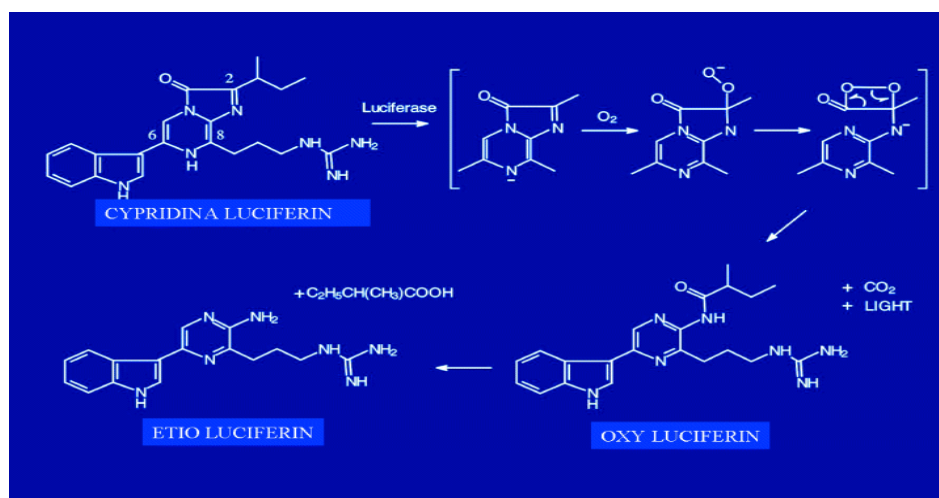
Slika 5. Luciferin Dinoflagellata - struktura molekule, mehanizam djelovanja i taksonomske skupine u kojih je prisutan (Haddock i sur., 2010)

2.3.3. Ostracoda

Luciferin Ostracoda (slika 6.) prvi je put ispitan 1950 – ih (Tsuji 1955 citirano u Haddock i sur., 2010). Zahvaljujući nekim istraživanjima provedenim 2004. i 2007. godine (Kato i sur., 2004; 2007 citirano u Haddock i sur., 2010) danas se zna da Ostracoda sintetiziraju svoj luciferin iz aminokiselina triptofana, izoleucina i arginina, ali još uvijek, ni u ovom slučaju, nisu poznati putevi biosinteze spomenute molekule. Ono što jest poznato je reakcija luminiscencije ovog luciferina. Kostur molekule čini imidazopirazinon. U prisutnosti luciferaze i kisika tvori intermedijarni peroksid na mjestu 2, a slijedi njegova ciklizacija u dioksetanonski prsten. Dioksetanon se odmah raspada na oksiluciferin i CO_2 , što je popraćeno emisijom svjetlosti. Oksiluciferin sadrži 2-aminopirazin u svom aciliranom obliku i kao takav se polako hidrolizira do etioluciferina koji isto sadrži 2-aminopirazin (slika 7.) (Shimomura, 2005). Zanimljivo je da se strukturno identični luciferin pronalazi osim u vrsta kao što su *Cypridina* sp., *Vargula* sp. i u nekih riba. To ponovno ukazuje na hranidbenu svezu (Warner i Case, 1980 citirano u Haddock i sur., 2010).



Slika 6. Luciferin Ostracoda - struktura molekule, mehanizam djelovanja i taksonomske skupine u kojih je prisutan (Haddock i sur., 2010)

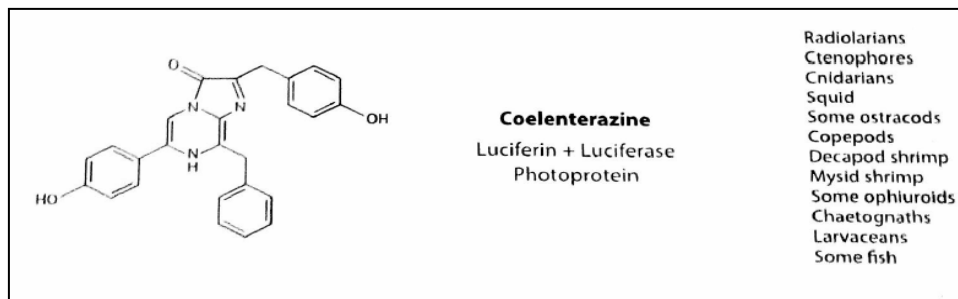


Slika 7. Reakcija luminiscencije luciferina vrste *Cypridina* sp. (Shimomura, 2005)

2.3.4. „Coelenterazin“

Dva najbolje proučena i široko rasprostranjena luciferina pripadaju imidazopirazinonima (kombinacija petero- i šesteročlanih prstenova, a koji sadrže dušik). Radi se o ranije spomenutom luciferinu *Cypridina* (Kishi i sur., 1966.; Hori i sur., 1977.; Inoue i sur., 1977 citirano u Haddock i sur., 2010) i o „coelenterazinu“ (slika 8.) (Shimomura i Johnson, 1972., 1975 citirano u Haddock i sur., 2010). Slično kao i kod Ostracoda, za „coelenterazin“ se misli da nastaje ciklizacijom tripeptidnog prekursora – fenilalanin i dva puta tirozin (Ward i sur., 1994 citirano u Haddock i sur., 2010). Vrste *Caecosagitta macrocephala* i *Eukrohnia fowleri* koriste jedinstvene luciferaze u svezi sa „coelenterazinom“ za emisiju svjetlosti. Luciferaza vrste *Caecosagitta macrocephala* postaje inaktivna nakon 30 minuta, a ona vrste *Eukrohnia fowleri* je stabilna. Ono što je još zanimljivo spomenuti kod spomenutih vrsta je da njihove otpuštene svjetleće čestice formiraju oblak (Thuesen i sur., 2010). Važno je nadodati da one

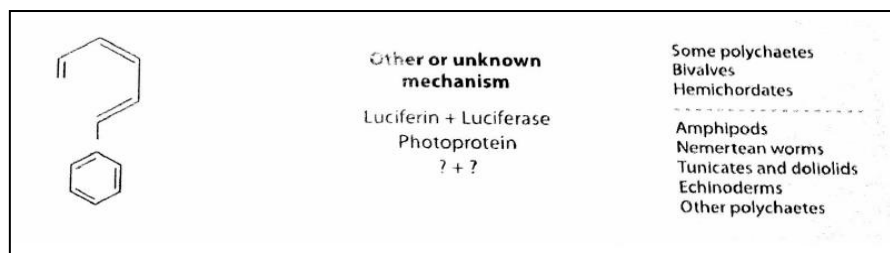
vrste, koje umjesto fotoproteina koriste luciferazu, ili odvojeno sekvenciraju dvije komponente ili koriste luciferin – vezujući protein kako bi regulirali njegovu izloženost oksidaciji (Haddock i sur., 2010).



Slika 8. Luciferin „Coelenterazin“ - struktura molekule, mehanizam djelovanja i taksonomske skupine u kojih je prisutan (Haddock i sur., 2010)

2.3.5. Drugi i novi luciferini

Osim četiri najčešće korištena luciferina, postoje još neke, nama danas poznate molekule koje emitiraju svjetlost (slika 9.). Primjerice, dobro je poznata ona kod školjkaša roda *Pholas* (Dunstan i sur., 2000 citirano u Haddock i sur., 2010), a isto tako i ona nekih Polychaeta (Bassot i Nicolas, 1995 citirano u Haddock i sur., 2010). U fotosomima (karakteristični organeli koji su dio epitela koji emitira svjetlost, a koji emitiraju bljeskove luminiscencije kao odgovor na nekakvu stimulaciju) kolutičavaca porodice Polynoidae nalazi se fotoprotein polynoidin. Reakciju pokreću superoksidni radikali koji nastaju kao rezultat oksidacije riboflavina, a koji je i sam prisutan u odjeljku fotosoma (Bassot i Nicolas, 1995). Polynoidin emitira fotone i inducira tako ljuske na tijelu kolutičavca da svijetle. Zanimljivo je znanstvenicima bilo uočiti da reakcija između superoksidnih radikala i polynoidina ne zahtjeva dodatne molekularne komponente malih masa, a nije pronađen ni jedan poznati „coelenterazin“. Čini se kako polynoidin već sadrži usko vezani kofaktor ili da funkcionira i bez kofaktora, koristeći u tom slučaju vlastitu strukturu i konformacijsku promjenu da energiju dobivenu od superoksidnih radikala prevede u svjetlost (Plyuscheva i sur., 2006 citirano u Plyuscheva i Martin, 2009).



Slika 9. Drugi i novi luciferini - struktura molekule, mehanizam djelovanja i taksonomske skupine u kojih je prisutan (Haddock i sur., 2010)

3. Zaključak

3.1. Evolucijski značaj bioluminiscencije

Teško je točno odrediti koliko je puta bioluminiscencija evoluirala neovisno. Jedan dio poteškoća leži u definiranju neovisnog porijekla. U slučajevima gdje organizmi emitiraju svjetlost zahvaljujući simbiozi s bakterijama, sposobnost bioluminiscencije možda je evoluirala jednom za bakterije, ali je svaka lignja ili riba, koja je s tim bakterijama u simbiozi, morala razviti posebne specijalizirane svjetleće organe kako bi prihvatila i zadržala kulturu. Procjenjuje se, ipak, da je bioluminiscencija evoluirala minimalno 40, vjerojatnije više od 50 puta u niza organizama (Haddock i sur., 2010).

To što je toliko puta evoluirala ukazuje na važnost bioluminiscencije za organizme. Što je pokrenulo prvu prilagodbu još se ne zna točno. Pretpostavlja se da je selekcija koja je pokrenula evoluciju luciferina bila pritisak na organizme da se zaštite od fotokemijski generiranih reaktivnih kisikovih vrsta (H_2O_2 , O_2^-) jer zna se da su luciferini (posebno „coelenterazin“) snažni antioksidansi. Kako su se organizmi kretali sve više u dubinu, kako bi pobjegli od predatora, reducirani oksidativni stres u dubljim vodama mijenja pritisak s antioksidativnog na kemijska i luminiscentna svojstva molekule luciferina (Widder, 2010). U velikim dubinama izloženost oksidativnom stresu je prilično reducirana zahvaljujući smanjenoj količini svjetlosti i nižim razinama kisika. Dolazi i do redukcije metaboličke aktivnosti s povećanjem dubine koja dovodi do smanjenja proizvodnje reaktivnih kisikovih vrsta unutar organizma. To je ono što je, kao što je ranije spomenuto, moglo dovesti do iskorištavanja kemiluminiscencijskih svojstava „coelenterazina“ u specijaliziranim organima, a antioksidativna svojstva održana su u drugim tkivima (Rees i sur., 1998).

4. Literatura

Bassot JM, Nicolas MT. 1995. Bioluminescence in scale – worm photosomes: the photoprotein polynoidin is specific for the detection of superoxide radicals. *Histochem. Cell Biol.* 104:199 – 210

Buck J, Case JF. 2002. Physiological links in firefly flash code evolution. *F. Insect Behav.* 15:51 – 68

Day T. 1999., 2008. Oceans, Revised edition. *Facts On File.*

Dunlap JC, Hastings JW, Shimomura O. 1981. Dinoflagellate luciferin is structurally related to chlorophyll. *FEBS Lett.* 71:930 – 39

Dunstan SL, Sala – Newby GB, Fajardo AB, Taylor KM, Campbell AK. 2000. Cloning and expression of the bioluminescent photoprotein pholasin from the bivalve mollusc *Pholas dactylus*. *F. biol. Chem.* 275:9403 – 9409

Frank TM, Widder EA, Latz MI, Case JF. 1984. Dietary maintenance of bioluminescence in a deep – sea mysid. *F. Exp. Biol.* 109:385 – 89

Haddock SHD, Case JF. 1999. Bioluminescence spectra of shallow and deep – sea gelatinous zooplankton: ctenophores, medusae and siphonophores. *Marine Biology* 133: 571 - 582

Haddock SHD, Moline MA, Case JF. 2010. Bioluminescence in the Sea. *Annu. Rev. Mar. Sci.* 2010. 2:443 – 93

Haddock SHD, Rivers TJ, Robison BH. 2001. Can coelenterates make coelenterazine? Dietary requirement for luciferin in cnidarian bioluminescence. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98:11148 – 51

Harper RD, Case JF. 1999. Disruptive counterillumination and its anti – predatory value in the plainfish midshipman *Porichthys notatus*. *Mar. Biol.* 134:529 – 40

Herring PJ. 2007. Sex with the lights on? A review of bioluminescent sexual dimorphism in the sea. *F. Mar. Biol. Assoc. UK* 87:829 – 42

Hori K, Charbonneau H, Hart RC, Cormier MJ. 1977. Structure of native *Renilla reniformis* luciferin. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 74:4285 – 87

Ikejima K, Ishiguro N, Wada M, Kita – Tsukamoto K, Nishida M. 2004. Molecular phylogeny and possible scenario of ponyfish (Perciformes: Leiognathidae) evolution. *Mol. Phylogenet. Evol.* 31:904 – 909

Inoue S, Kakoi H, Murata M, Goto T, Shimomura O. 1977. Complete structure of renilla luciferin and luciferyl sulfate. *Tetrahedron Lett.* 18:2685 – 88

Kato S – I, Oba Y, Ojika M, Inouye S. 2004. Identification of the biosynthetic units of *Cypridina* luciferin in *Cypridina* (*Vargula*) *hilgendorffii* by LCESI – TOF – MS. *Tetrahedron* 60:11427 – 34

Kato S – I, Oba Y, Ojika M, Inouye S. 2007. Biosynthesis of *Cypridina* luciferin in *Cypridina noctiluca*. *Heterocycles* 72:673 – 76

Kishi Y, Goto T, Hirata Y, Shimomura O, Johnson FH. 1966. *Cypridina* bioluminescence I: structure of *Cypridina* luciferin. *Tetrahedron Lett.* 7:3427 – 36

Kubodera T., Koyama Y., Mori K., 2007. Observations of wild hunting behaviour and bioluminescence of a large deep – sea, eight – armed squid, *Taningia danae*. *Proc. Biol. Sci.* 274:1029 – 34

Lall AB, Seliger HH, Biggley WH, Lloyd JE. 1980. Ecology of colors of firefly bioluminescence. *Science* 210:560 – 62

Miller C. B., 2004. Biological Oceanography. *Blackwell Science Ltd, a Blackwell Publishing Company*

Morin JG. 1986. „Firefleas“ of the sea: Luminescence signaling in marine ostracode crustaceans. *Florida Entomol.* 69:105 – 21

Morin JG, Cohen AC. 2010. It's all about sex: bioluminescent courtship displays, morphological variation and sexual selection in two new genera of Caribbean ostracods. *F. Crust. Biol.* 30. In press

Morin JG, Harrington A, Nealson K, Krieger N, Baldwin TO, Hastings JW. 1975. Light for all reasons: Versatility in the behavioral repertoire of the flashlight fish. *Science* 190:74 – 76

Nakamura H, Kishi Y, Shimomura O, Morse D, Hastings JW. 1989. Structure of dinoflagellate luciferin and its enzymatic and nonenzymatic air – oxidation products. *F. Am. Chem. Soc.* 111:7607 – 11

Nybakken JW. 1997. Marine Biology. An Ecological Approach. 4th edition

Plyuscheva M, Manukhov I, Vissokikh M. 2006. Peculiarities of luminescence of *Harmothoe imbricata*. In: Tzetlin, A.B. (Ed.), *Proceedings of the Xth Scientific Conference of White Sea Biological Station of Moscow State University*. 99 – 103. [In Russian].

Plyuscheva M, Martin D. 2009. On the morphology of elytra as luminescent organs in scale-worms (Polychaeta, Polynoidae). *Zoosymposia* 2: 379 – 389

Rees JF, De Wergifosse B, Noiset O, Dubuisson M, Janssens B, Thompson EM. 1998. The origins of marine bioluminescence: Turning oxygen defence mechanisms into deep – sea communication tools. *F. Exp. Biol.* 201:1211 – 21

Robison BH, Reisenbichler KR. 2008. *Macropinna microstoma* and the paradox of its tubular eyes. *Copeia* (4):780 – 84

Robison BH, Ruby EG, Morin JG. 1977. Luminous bacteria associated with the gut contents of midwater fishes. *West. Soc. Nat.* 58:55

Shimomura O. 1995b. Roles of the two highly unstable components F and P involved in the bioluminescence of euphausiid shrimps. *F. Biolum. Chemilum.* 10:91 – 101

Shimomura O, Johnson F. 1972. Structure of the light – emitting moiety of aequorin. *Biochemistry* 11:1602 – 1608

Shimomura O, Johnson F. 1975. Chemical nature of bioluminescence systems in coelenterates. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 72:1546 – 49

Shimomura O. 1985. Bioluminescence in the sea: photoprotein systems. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 39:351 – 372

Shimomura O. 2005. The discovery of aequorin and green fluorescent protein. *Journal of Microscopy*, Vol. 217 pp. 3 - 15

Shimomura O. 2006. *Photoproteins in Bioanalysis*. Edited by Sylvia Daunert and Sapna K. Deo. WILEY-VCH Verlag GmbH & Co. KGaA, Weinheim

Takeuchi A, Nakamura M, Suzuki C, Ryufuku M. 2005. Isolation and structure determination of the luciferin of the dinoflagellate, *Noctiluca scintillans*. *Nippon Kagakkai Koen Yokoshu* 85:1461

Thuesen EV, Goetz FE, Haddock SHD. 2010. Bioluminescent Organs of Two Deep – Sea Arrow Worms, *Eukrohnia fowleri* and *Caecosagitta macrocephala*, With Further Observations on Bioluminescence in Chaetognaths. *The Biological Bulletin* 219, no. 2: 100 - 111

Tsuji FI. 1955. The absorption spectrum of reduced and oxidized *Cypridina* luciferin, isolated by a new method. *Arch. Biochem. Biophys.* 59:452 – 64

Tsuji FI, Barnes AT, Case JF. 1972. Bioluminescence in the marine teleost, *Porichthys notatus*, and its induction in non – luminous form by *Cypridina* (Ostracod) luciferin. *Nature* 237:515 – 16

Wagner H., Douglas RH, Frank TM, Roberts NW, Partridge JC. 2009. A novel vertebrate eye using both refractive and reflective optics. *Curr. Biol.* 19:108 – 14

Ward WW, Davis DF, Cutler MW. 1994. The origin of chromophores in coelenterate bioluminescence. In *Bioluminescence and Chemiluminescence: Fundamentals and applied aspects*, ed. AK Campbell, LJ Kricka, PE Stanley, pp. 131 – 34. New York: Wiley

Warner JA, Case JF. 1980. The zoogeography and dietary induction of bioluminescence in the midshipman fish, *Porichthys notatus*. *Biol. Bull.* 159:231 – 46

Widder EA. 2010. Bioluminescence in the Ocean: Origins of Biological, Chemical, and Ecological Diversity. *Science* 328, 704 (2010)

Woodland DJ, Cabanban AS, Taylor VM, Taylor RJ. 2002. A synchronized rhythmic flashing light display by schooling *Leiognathus splendens* (Leiognathidae: Perciformes). *Mar. Freshwater Res.* 53:159 – 62

Woods W Jr, Hendrickson H, Mason J, Lewis S. 2007. Energy and predation costs of firefly courtship signals. *Am. Nat.* 170:702 – 708

Web literatura:

1. <http://www.bioteka.hr/modules/zemlja/index.php/zemlja.%C4%8Clanci.22/Dubokomorski-okoli%C5%A1-%E2%80%93-najmanje-istra%C5%BEEeno-stani%C5%A1te-na-svijetu-2-dio.html>

2. <https://www.britannica.com/science/coloration-biology/Control-of-coloration#ref391337>